Tome 63, nº 25. — Septembre 1956.

Observations sur la fraie des Corégones du lac de Neuchâtel

par

A. A. QUARTIER
(Inspectorat de la pêche, Neuchâtel.)

(Avec 1 figure dans le texte)

1. Introduction.

Le lac de Neuchâtel nourrit deux formes de Corégones: la « Palée » et la « Bondelle ». Il s'agit sans aucun doute du genre *Coregonus*, mais la pisciculture artificielle qui est pratiquée en Suisse depuis longtemps et sur une très grande échelle a eu pour effet de mélanger les diverses formes de Corégones de nos nombreux lacs, de telle sorte que la hiérarchie systématique du genre est très compliquée et qu'il est souvent impossible de dire exactement si l'on a à faire à une espèce, à une race, ou à une variété. C'est pourquoi j'utilise ici les noms vernaculaires locaux, certainement plus précis que les noms scientifiques qui devraient tous être revus soigneusement sur la base d'une étude monographique du genre *Coregonus*. Mais comme le lac de Neuchâtel est l'un des très rares — pour ne pas dire l'unique — lac suisse où aucune espèce étrangère de Corégone n'a été introduite, il se trouve que les termes de « Palée » et de « Bondelle » ont un sens univoque et précis, pour autant que ces termes se rapportent à des Corégones provenant du lac de Neuchâtel. Les deux formes se distinguent l'une de l'autre par divers caractères morphologiques et biométriques que Dottrens et moi-

même avons mis en évidence dans un précédent travail. Mais elles se distinguent aussi par des caractères biologiques qui, à première vue, sont assez nets: telles sont par exemple les particularités de la fraie et de la reproduction. Mon but est précisément de décrire dans ce travail ces particularités, et il serait intéressant de savoir si les « Palées » du lac de Neuchâtel qui ont été exilées en de nombreux autres lacs ont gardé dans ces eaux nouvelles les particularités biologiques qui les caractérisent dans leur lac d'origine.

Chaque année nous pratiquons sur une grande échelle la pisciculture des Palées: j'ai donc eu l'occasion de suivre en détail la fraie de ces poissons. Quant aux Bondelles, chaque année aussi leur pêche est ouverte lorsqu'elles ont fini de frayer, et pour fixer au mieux la date d'ouverture de cette pêche il est nécessaire de suivre de près l'évolution de la fraie des Bondelles. Ce sont les notes et observations réunies depuis l'année 1948 qui servent de base à ce travail.

2. Fraie des Bondelles.

Ce poisson — qui est notre petit Corégone — fraie au fond du lac, soit par 60 à 150 m de fond. Les œufs sont déposés sur la vase fine qui tapisse ces fonds et des essais simultanés effectués le même jour en divers endroits du lac ont montré qu'il est impossible de localiser des places de fraie précises, mais que tous les fonds situés au dessous de 60 m sont utilisés par les Bondelles; cela donne une très vaste frayère de 30 km de long environ et de 3 à 4 km de large. Toutes les Bondelles du lac viennent se réunir sur ces fonds à l'époque de la fraie et, où que l'on pose les filets, on les retire chargés de poissons. Il est toutefois probable que les œufs ne sont pas déposés sur toute l'étendue du fond, mais il se pourrait que les endroits où la ponte elle-même a lieu soient assez localisés. En effet, si l'on capture partout des Bondelles, on remarque que les femelles sont beaucoup plus abondantes en certains endroits et ce serait en ces endroits que les œufs sont déposés, tandis qu'ailleurs on aurait tout simplement des rassemblements de Bondelles, et dans ces rassemblements les mâles prédominent nettement.

De toute façon, c'est précisément par un rassemblement des mâles que commence la fraie. Ils sont d'abord beaucoup plus nombreux que les femelles et semblent les attendre sur les places de

fraie ou dans le voisinage de celles-ci. Durant cette phase préliminaire le pourcentage des femelles par rapport au nombre total des poissons oscille entre 1 et 10%. Cette phase préparatoire dure une dizaine de jours. Elle est suivie de l'époque de la pleine fraie caractérisée par l'arrivage de nouvelles femelles: le pourcentage de celles-ci croit peu à peu et finit par atteindre ou même dépasser le 50%; mais, en général, on a de 15 à 20% de femelles durant la pleine fraie. Toutes ne sont pas mûres en même temps, et l'on capture pêle-mêle sur les frayères aussi bien des femelles déjà vides que des femelles dont les grappes ovariennes sont encore compactes. Il en va de même des mâles qui ne présentent pas le même jour et au même endroit le même stade de maturité sexuelle. La pleine fraie dure également une dizaine de jours. Elle est suivie d'une phase finale: les poissons se dispersent, leur nombre sur les frayères diminue, et les Bondelles quittent le fond pour retourner prendre leur vie pélagique. On dit que les Bondelles « se lèvent ». Cet abandon des frayères et cette dispersion des Bondelles en pleine eau peut se faire très rapidement, en un jour ou deux, et il arrive que d'un jour à l'autre la pêche qui était abondante devienne médiocre ou mauvaise. Au total, la durée de la fraie est d'une trentaine de jours.

Quant à l'époque de la fraie, elle se situe en gros entre le 10 janvier et le 10 février de chaque année. Le tableau suivant donne les dates approximatives du maximum pour les années 1949 à 1956:

1949	maximum le	25	janvier
1950	»	28	janvier
1951	»	19	janvier
1952	»	25	janvier
1953	»	18	janvier
1954	»	1	février
1955	»	3	février
1956	»	29	janvier

Ces dates ne sont pas à prendre d'une manière absolue, mais seulement à titre indicatif: on voit que les dates extrêmes sont le 18 janvier en 1953 et le 3 février en 1955. La date moyenne oscille autour des 25 et 26 janvier.

Si l'on ordonne les dates ci-dessus de telle manière que l'année la plus avancée soit en tête et que l'année la plus retardée soit en queue de série, on obtient la suite suivante: 1953, 1951, 1949 et 1952, 1950, 1956, 1954, 1955. Une année sera avancée si la fraie a

lieu avant le 25 janvier, elle sera retardée si elle a lieu après cette date. Il est intéressant de remarquer que Fatio dit que la fraie des Bondelles a lieu entre le 1er et le 20 janvier. S'il s'agit bien des Bondelles du lac de Neuchâtel, cela semblerait prouver que depuis 1890 l'époque de la fraie des bondelles est devenue de plus en plus tardive.

Sur les places de fraie on trouve des Bondelles de tous les âges: certaines sont encore immatures, d'autre sont de vieux animaux. Le pourcentage des diverses catégories d'âge ne varie que peu au cours de la fraie et l'on ne peut pas dire si ce sont les plus jeunes ou les plus vieux animaux qui viennent en premier sur les frayères. Il semble que les rassemblements commencent par se former en eaux relativement peu profondes, et plus on avance dans le temps plus la fraie se fait profondément. Enfin, la fraie n'a pas lieu exactement en même temps par tout le lac de Neuchâtel, à première vue on peut dire que la fraie est plus avancée dans la partie amont que dans la partie aval du lac; de même sur la rive gauche elle aurait tendance à être un peu plus retardée que sur la rive droite. Mais avant d'être tout à fait affirmatif il conviendrait d'avoir des observations plus nombreuses.

Que la fraie dure à peu près une trentaine de jours, nous en avons eu confirmation en 1956: le 17 janvier un premier essai montrait que les Bondelles commençaient à se rassembler et qu'il y avait une très grande prédominance de mâles; un lot de Bondelles examiné le 15 février a permis de constater que toutes les femelles étaient vides, sauf une qui avait encore quelques œufs dans la cavité générale.

3. Fraie des Palées.

Cette forme — qui est notre grand Corégone — fraie non pas au fond du lac, mais sur ses bords: les fonds graveleux ou sableux sont préférés, mais il serait difficile de tracer une carte précise des frayères. Pratiquement, c'est tout autour du lac que les Palées se rassemblent. Au début de la saison, cela se passe sous 1 à 2 m d'eau, mais plus la saison avance plus la profondeur de l'eau augmente et en fin de saison les Palées arrivent à poser leurs œufs par 30 où 40 m d'eau, ou même plus. Cette habitude des Palées de frayer sous des profondeurs d'eau de plus en plus grandes les a fait classer en deux

catégories: les Palées de bord et les Palées de fond. Il n'est pas certain que ces deux catégories de Palées aient une existence objective et nul ne sait si une Palée qui a frayé une année sous 1 m. d'eau ne fraiera pas l'année suivante sous 30 à 40 m d'eau.

Au début de la fraie le nombre des mâles domine celui des femelles et celles-ci ne représentent que le 25% du total. En pleine fraie, le nombre des femelles croît sensiblement et oscille entre le 30 et 35 % du même total des poissons. En fin de fraie, ce pourcentage des femelles retombe à 20-25%. Mais il ne faudrait pas croire que le nombre des femelles croît et décroît régulièrement au cours d'une saison de fraie. La courbe ci-dessous montre pour chaque jour des années étudiées le pourcentage moyen des femelles capturées sur les places de fraie. On voit qu'il y a une succession de maxima et de minima et tout se passe comme si les femelles arrivaient sur les frayères par vagues successives.

Au cours d'une saison de fraie on capture sur les frayères un nombre de poissons plus ou moins grand, et cette quantité de poissons semble dépendre de plusieurs facteurs. Le niveau du lac joue un rôle prédominant et lorsqu'il est trop haut les captures sont faibles. Toutefois cela ne veut pas dire qu'il y a moins de poissons sur les frayères, mais cela signifie que les engins de capture travaillent moins bien.

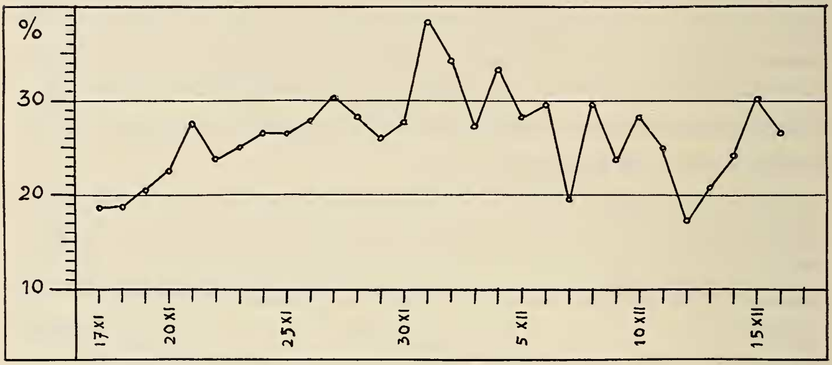
Pour les Palées dites de bord, l'époque de la fraie se situe entre le 15 novembre et le 15 décembre. Le tableau suivant donne la date approximative du maximum de la fraie des Palées de bord:

Année	Date du maximum	Nombre total des palées capturées
1948	27-28 novembre	5154
1949	30 novembre	7593
1950	25 novembre	1331
1951	1 décembre	5399
1952	24-25 novembre	2667
1953	28-29 novembre	2830
1954	30 novembre	3186
1955	27 novembre	3227

On voit que les extrêmes sont les 24-25 novembre en 1953 et le 1er décembre en 1951. La variation est donc très faible: de 5 à 6 jours. La date exacte du début de la fraie est difficile à fixer,

de même que la date exacte du début de la fraie. En fait, la fraie peut continuer 15 jours après le maximum et sa durée totale, du début à la fin, est d'environ 30 jours. La date moyenne tomberait aux environs des 28/28 novembre; l'année sera avancée ou retardée suivant que la fraie a lieu avant ou après cette date.

Quant aux Palées de fond elles sont beaucoup moins bien connues: leur fraie commencerait en général aux environs du 15 décembre, elle atteint souvent son maximum aux environs de Noël et



Palées.- Pourcentage moyen des femelles capturées pour chaque jour de fraie.

elle peut se poursuivre durant tout le mois de janvier. En fait il n'y a pas d'interruption nette entre la fraie des Palées de bord et celle des Palées de fond, ni dans l'espace ni dans le temps, et des mélanges entre les deux races (pour autant qu'il existe réellement deux races) sont très probables.

Au sujet du nombre total des Palées capturées on peut encore ajouter ceci: d'une année à l'autre ce nombre peut varier comme 1 est à 6. D'autre part, les années avancées ne permettent pas la capture d'un grand nombre de Palées, tandis que les années retardées fournissent des pêches plus abondantes. Mais cela peut tenir au fait que la pêche des Palées pour la pisciculture s'ouvre à peu près toujours à la même date, et par année avancée il est possible qu'un grand nombre de poissons vienne frayer avant que les filets soient posés sur les places de fraie.

En 8 années, ce sont 31.387 Palées qui ont été capturées le long du littoral neuchâtelois. Ce chiffre représente à peu près le

tiers du nombre des Palées capturées le long de la périphérie complète du lac de Neuchâtel: autrement dit en 8 ans, on a sorti du lac 100.000 Palées pour la pisciculture. D'après les chiffres donnés plus haut, ces 100.000 Palées il y avait approximativement 30% de femelles, autrement dit, on aurait capturé en gros 66.000 mâles et 34.000 femelles. Des contrôles effectués pendant la belle saison sur des stocks de Palées capturées au moyen d'engins qui ne font aucune discrimination entre mâles et femelles, ont montré que durant l'été on pêche très sensiblement 50% de mâles et 50% de femelles, cela signifie que si les 100.000 Palées capturées lors des pêches de pisciculture avaient une importance quelconque par rapport au nombre total des Palées contenues dans le lac de Neuchâtel, on devrait prendre en été un peu moins de mâles et un peu plus de femelles. Comme ce n'est pas le cas, on voit que les pêches de pisciculture ne jouent pratiquement pas de rôle par rapport au nombre total des Palées contenues dans le lac.

Selon Fatio, la fraie de la Palée commençait autrefois au début de novembre, elle se poursuivait durant les mois de novembre, décembre et même janvier et février. Il s'agit bien entendu non pas de la fraie des Palées de bord uniquement, mais aussi de celle des Palées de fond. On constaterait donc pour la Palée un décalage semblable à celui de la bondelle, et ces deux Corégones fraieraient maintenant environ 15 jours plus tard qu'il y a une septantaine d'années.

L'instinct migrateur des Palées est beaucoup plus développé qu'on ne le croit, et il semble bien que c'est pour ainsi dire faute de mieux qu'elles s'arrêtent aux rivages pour frayer. Il n'y a aucun doute qu'elles remonteraient les cours d'eau si elles le pouvaient. Mais des trois principaux affluents du lac de Neuchâtel, l'un, l'Areuse, est barré à 500 m de son embouchure; l'autre, la Broye, amène les eaux du lac de Morat, lac passablement pollué dans lequel les Corégones ne peuvent pratiquement plus vivre. Seul le troisième affluent important, qui est la Thielle, et qui se jette dans le lac à Yverdon, permet aux Palées de pénétrer dans un cours d'eau et il est intéressant de signaler qu'à maintes reprises on a constaté une migration de Palées dans la Thielle qu'elles peuvent remonter sur une distance d'environ 10 km. Ces Palées étaient sexuellement mûres.

4. Comparaison entre la fraie des Bondelles et la fraie des Palées.

Le tableau suivant permet de comparer facilement les divers points qui caractérisent la fraie de nos deux Corégones:

	Palées de bord	Bondelles
date moyenne du maximum .	28-29 novembre	25-26 janvier
durée de la fraie	env. 30 jours	env. 30 jours
% de femelles au début de la fraie	25%	1 à 10%
% de femelles en pleine fraie	30 à 35%	15 à 20%
profondeur des frayères . .	1-5 m	60-150 m
nature du fond	graveleux ou sableux	vaseux

A première vue il semble qu'il y a des différences très grandes entre la fraie des Palées et la fraie des Bondelles; mais il ne faut pas oublier que les Palées de fond viennent s'insérer exactement dans l'espace et dans le temps entre les Palées de bord et les Bondelles. Il est tout sauf certain que dans la zone comprise entre 40 et 60 m d'eau aucune Palée ou aucune Bondelle ne vient jamais frayer; de même il n'est pas certain qu'entre le 10 et le 20 janvier il n'y ait pas de Palées qui fraient encore et des Bondelles qui fraient déjà. Ces possibilités permettent d'envisager des hybridations possibles entre les deux formes. D'ailleurs, cette année, nous avons pu féconder des œufs de Bondelles avec de la laitance de Palée. Ces œufs semblent se développer normalement.

A première vue il paraît paradoxal que la fraie des Bondelles soit plus capricieuse quant à la date de son maximum que celle des Palées; en effet, le milieu où fraient les Bondelles parait beaucoup plus stable et moins changeant que les rivages du lac où les Palées viennent déposer leurs œufs.

Pour terminer, il est intéressant de comparer nos deux séries d'années, rangées par ordre de précocité, en commençant par la plus avancée et en finissant par la plus retardée. On a:

Palée	1952	1950	1955	1948	1953	1954	1949	1951
Bondelle	1953	1951	1949	1952	1956	1950	1954	1955

On remarque qu'à une année avancée de Palées correspond souvent une année avancée de Bondelles. Il semble donc bien que

les facteurs internes et externes qui influencent la fraie sont les mêmes pour les Bondelles et pour les Palées..

En conclusion, j'aimerais insister sur un point: dans le lac de Neuchâtel, on a affaire d'une part à une forme de Corégones, la Palée de bord, dont l'instinct profond est centrifuge. Ces poissons tendent à quitter le lac à l'époque de la fraie et ils accomplissent une migration très marquée vers la périphérie. On a d'autre part une autre forme de Corégones, dont l'instinct à l'époque de la fraie est centripète: ce sont les Bondelles qui ont tendance à se rassembler en grandes quantités au fond du lac. Entre ces deux tendances nettes se trouve une population vague chez laquelle aucun de ces deux instincts n'est nettement développé, ce sont les Palées de fond. Pour l'instant il est difficile d'expliquer ces faits et seules des comparaisons avec d'autres lacs permettraient de trouver une solution à ces problèmes.